# Hvarpå beror bladminerarnes förmåga att om hösten konservera klorofyllet i bladen?

Af

**Ivar Trägårdh.**

5 textfigurer.

With english summary.

De entomologer, som studerat bladminerarnes lif och vanor, hafva ofta gifvit uttryck åt sin förvåning öfver ett fenomen, som karaktäriserar höstminorna, nämligen att bladet på de ställen, där larverna ha utöfvat sin verksamhet, bibehåller sin gröna färg, länge efter det att den öfriga delen af bladytan gulnat och vissnat.

Så t. ex. skrifver TUTT i sitt stora arbete »British Lepidoptera» (1899, s. 177) på tal om *Nepticulidernas* minor: »It is a remarkable fact that, when the leaves containing the mines of these insects fall to the ground in autumn, the part of the leaf containing the mine resists decay long after the rest of the leaf has become withered, the part containing a larva remaining green after the other parts have changed colour».

VON HEYDEN var sannolikt den förste, som gjorde denna iakttagelse; han skrifver nämligen (1848, s. 302): »hos några arter af släktet *Nepticula* t. ex. *N. subbimaculella,* är larven ej fullväxt, när löfven vissna på hösten; den behöfver mera föda, hvilket den erhåller på det egendomliga sätt, att cellväfnaden runt om minan bevarar sig frisk och grön, länge efter det att öfriga delar af det nedfallna löfvet dött och blifvit bruna.

Samma iakttagelse gjorde STAINTON (1885, s. 286).

Den förste, som försökte att förklara fenomenet, var WOOD. Han skrifver (1894, s. 153): »It is a most curious and striking phenomenon. The leaf shall have put on its red or yellow autumnal tint, it shall even have dropped from the tree, have died and turned brown, but the area in which the larva is feeding will remain alive and green, not merely for days but for weeks, provided it be not exposed to excessive dryness». Han fortsätter därefter: »Looking at one of these green patches with its margins fading gradually into the surrounding brown area, it its almost impossible to escape the conviction that it is produced by some substances that we may call a poison, or better still looking at its effects, a preservative, which, taken up by the sap, is carried to the cells, and being appropriated in its progress gets more diluted and attenuated the further it travels. What this substance may be, whether a secretion specially provided for the purpose, and poured out from the mouth of the larva, or possibly some excretary substance present in the frass, I am quite unable to say. At any rate the whole virtue of the operation seems to be exercised whilst the larva is still young, and, once accomplished, the life or death of the creature is of little or no consequence.»

Detta förhållande, att, äfven om larverna dö på ett tidigt utvecklingsstadium, den del af bladet, där de började anlägga sina minor, likväl bibehåller sin gröna färg, förklarar WOOD på så sätt, »that some substance is produced which, being absorbed by the vascular bundles among which the larva is burrowing, gets distributed to the parts of the leaf they supply, where it is taken up and appropiated by the cells.»

Denna företeelse, att höstminorna i bladen bibehålla sin gröna färg, efter det att den öfriga delen af dem vissnat, kan man äfven iakttaga på *Lithocolletis*-minorna, med den skillnad, att hos dessa den gröna, skarpt begränsade fläcken på bladet upptager alldeles samma område som minan, under det att hos *Nepticula*-minan fläcken gradvis, nästan omärkligt öfvergår i det öfriga bladets färg.

WOOD har iakttagit, att *Nepticula*-larven visserligen ej

äter af kärlsträngarne till samma nivå som parenchymet, men likväl biter i dem och på så sätt vinner tillträde till saftomloppet. Genom att på detta sätt antaga, att något ämne, som larven afsöndrar, är den verkliga orsaken till fenomenet och att den rent mekaniska retningen endast är bidragande orsak, finner W. en stor likhet med vissa gallbildningars uppkomst, särskildt dem, som *Cynipiderna* alstra; ty dessa bildas genom retning af larvernas excretionsprodukter, ej genom något af moderdjuret vid äggläggningen afsöndradt sekret.

Något senare försök att förklara detta fenomen har mig veterligt ej blifvit gjordt; den ofvannämnda hypotesen är tills dato ej vederlagd och det förekommer till och med, att det uppgifves som ett *faktum*, att kvarblifvandet af klorofyll i minorna beror på inverkan af ett sekret, som de unga larverna afsöndra. Så t. ex. skrifver LINNANIEMI (1913, b. s. 24) i sitt nyligen utkomna arbete: »Zur Kenntnis der Blattminierer»; In diesem Zuzammenhang mag noch hervorgehoben werden, dass die Farbe des Blattes in der Umgebung der Mine bei manchen *Nepticula*-Arten durch die Wirkung eines Sekretes der jungen Raupe, die herbstlichen Umwandlungen nicht erleidet. Dies hatte ich Gelegenheit vorigen Herbst, Ende Oktober bei Ånäs an einem *Salix phylicifolia*-Gebüsch zu sehen. Die von einer Lepidopterenraupe minierten Blätter waren sonst schon ganz gelb, die Umgebung der Minen fiel jedoch durch ihre grüne Farbe sehr in's Auge.»

Däremot ha från botanisk sida minorna en gång gjorts till föremål för en undersökning. Det var 1909, då O. SCHNEIDER-ORELLI studerade *Lyonetia clerckellas* mingångar i äppleblad samt deras inflytande på bladets funktioner.

Det förefaller, som om entomologerna vid sina spekulationer öfver höstminornas gröna färg underlåtit att taga hänsyn till de fenomen, som försiggä i bladen, när dessa på hösten gulna för att slutligen falla af. I ljuset af de senare årens undersökningar i denna fråga synes det mig, att man alldeles icke behöfver tillgripa den WOOD'ska gift-hypotesen, utan att företeelsen låter sig förklara på ett mycket enklare sätt.

Som bekant äro bladen växtens assimilationsorgan; till dem ledes vatten med däri lösta salter från stammen genom bladskaftet och fördelas därefter genom ett fint förgrenadt system av kärlsträngar likformigt öfver bladets hela yta. Under inflytande af ljuset bildas i klorofyllet af luftens kolsyra, som tränger in genom klyföppningarne, samt vattnet s. k. kolhydrater, såsom stärkelse och socker.

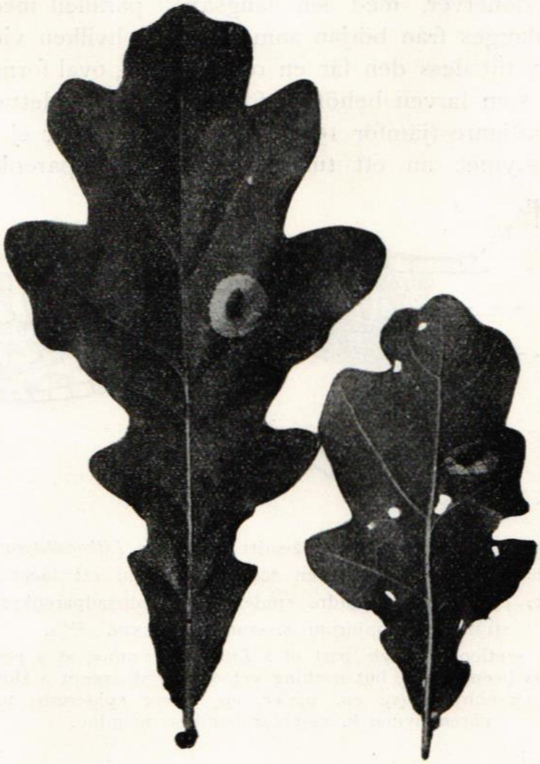
När bladen på hösten gulna, undergå de vissa kemiska förändringar, som resultera uti en minskning af de värdefulla beståndsdelarne, såsom järn, magnesia, fosforsyra m. m. Denna minskning antager man på goda grunder äga rum genom en partiell utvandring genom bladskaftet. Man har experimentellt visat detta genom att på hösten göra ett snitt tvärsöfver midtnerven af ett ännu grönt blad; man fann då, att det nedanför snittet varande partiet af bladet inom kort gulnade, medan bladet i öfrigt höll sig grönt, tills det skrumpnade. Den del af bladet, som ej haft något organiskt aflopp för sönderdelningsprodukterna, vissnar således utan att gulna; och blad, som afplockas som gröna, skrumpna i allmänhet och vissna utan att gulna, under det att blad, som sitta kvar, förr eller senare antaga den gula färgen. Dylika företeelser tala ju obestridligen för en kontinuerlig utvandring af vissa produkter ur bladen genom ledningsbanorna in i grenarne.

Det är i belysningen af dessa företeelser, som minerarlarvernas verksamhet måste ses, och det är utan vidare klart, att kan man få en del af ett blad att på hösten behålla sin gröna färg genom att afskära nerven nedanför densamma, så verkar minerarnes ingripande på samma sätt, genom att de skära af ledningsbanor i de delar af bladet, där de minera, och man behöfver ej med WOOD tillgripa hypotesen om särskilda »konserveringsvätskor», som larverna ha till sitt förfogande.

Det är lätt att visa riktigheten af denna uppfattning genom undersökning af ett par höstminor, och ekens blad, som på senhösten ha talrika minor såväl af en *Nepticula*-art, den ofvan nämnda *N. subbimaculella* som af en *Lithocolletis*-art, lämnar oss ett ypperligt undersökningsmaterial.

Som nämndt hade WOOD och TUTT observerat en olik-

het mellan *Nepticula*- och *Lithocolletis*-minorna: hos de senare var den gröna färgen skarpt begränsad och sammanföll med minrummets gränser, hos den förra var detta ej förhållandet. Det förefaller, som om det under sådana förhållanden borde



a. b.

Fig. 1. Ekblad med fullbordad mina af *Lithocolletis* sp.; a. från öfre, b. från undersidan; i midten ses den med exkrement klädda kokongen. 1/1. Förf. foto.

Oak-leaf with blotch-mine of *Lithocolletis* sp. a. upper, b. lower side; in the mine all parenchyma is consumed; in the middle we notice the cocoon, clothed with the excrements.

hafva legat nära till hands att sätta denna olikhet i samband med den minornas olika beskaffenhet, som är för handen, och på detta sätt komma till en riktig uppfattning af orsaken till fenomenet; ty om det vore fråga om en giftverkan

har man svårt att förstå, hvarför de olika minorna skulle förhålla sig olika.

*Lithocolletis*-minan (fig. 1, a och b) är en s. k. blåsmina af regelbunden, oval form, som ofta är belägen midt emellan tvänne sidonerver, med sin längsaxel parallell med dessa. Minan anlägges från början som en fläck, hvilken vidgas till alla sidor, till dess den får en regelbunden, oval form; under den tid, som larven behöfver för att fullborda detta arbete, är den saftätare (jämför 1913 a, s. 24) och förtär ej mera af bladparenkymet än ett tunnt parti af svampparenkym tätt

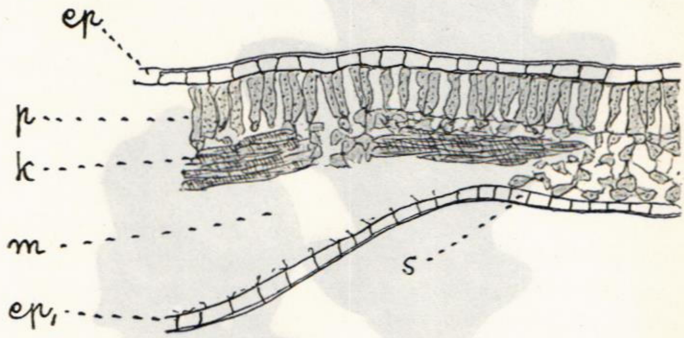



Fig. 2. Skematisk bild af ett tvärsnitt genom en *Lithocolletis*-mina, efter att taket höjts, men innan larven förtärt mera än ett lager af svampparenkymet; ep. öfre, $ep_1$ undre epidermis; p. palissadparenkym; k. kärlsträngar; m. minrum; s. svampparenkym. $^{248}/_1$.

Transversal section through part of a *Lithocolletis*-mine, at a period when the roof has been raised, but nothing yet devoured except a thin layer of spongeous parenchyma (s); ep. upper, $ep_1$ lower epidermis; p. palisade parenchyma; k. vascular bundles; m mine.

under epidermis. Fig. 2 återgifver ett snitt[1] genom en dylik mina på det stadium, när taket blifvit höjdt, men larven ännu ej börjat att förtära resten af parenkymet; vi se, att hittills blott svampparenkymet (s) blifvit förtärt, under det att palissadparenkymet (p) samt kärlsträngarne (k) äro orörda.

Under denna del af deras lif äro också larvens mundelar af en helt annan typ än senare; mandiblerna äro ombildade till tunna sågblad (jmf. 1913 a s. 27).

[1] Snitten genom de minerade bladen har Professor O. Rosenberg vid Stockholms Högskola haft den stora vänligheten att förfärdiga åt mig, hvarför jag ber att här få betyga honom min stora tacksamhet.

När minrummet är färdigt, byter larven om hud, ändrar fullständigt gestalt och närmar sig nu den vanliga fjärillarvtypen, med cylindrisk kroppsform och munöppningen riktad snedt nedåt. Den börjar nu förtära resten af parenkymet i minrummet och går därvid så tillväga, att den börjar i omkretsen och där fläckvis afbetar parenkymet till öfverhuden. Härigenom minskas bladets motståndskraft mot böjning i dessa punkter och larven öfvergår därefter till att göra minan, hvars omkrets under denna tid ej ökas, högre i taket; detta tillgår på så sätt, att den minskar golfytan medels ett tvärveck på midten, som den medels silkestrådar åstadkommer; golfvet blir härigenom spändt som en trumhinna och minans tak tvingas att höja sig kupolformigt. Emellertid förtäres parenkymet, som nämndt, blott fläckvis och står därför i stora delar af minrummet i förbindelse fortfarande med utanför liggande delar af bladet.

Till följd af minans anläggningssätt sker därför under dess första stadium ingen åverkan på ledningsbanorna och under det andra stadiet förtäres parenkymet endast fläckvis, ej på sammanhängande områden. Det beror därför på, huru långt parenkymkonsumtionen i minan fortskridit, när bladen börja gulna, om minorna skola behålla sin gröna färg helt och hållet, delvis eller alls icke; det visar sig också, att i sena minor, hvilka, när bladen börja gulna, ej nått öfver det första stadiet, den gröna färgen försvinner likaväl som i den öfriga delen af bladet och i andra minor står den gröna färgens intensitet i direkt förhållande till den mängd parenkym som konsumerats.

I de mest utpräglade fallen äro minorna emellertid bjärt gröna, äfven när den öfriga delen af bladet är alldeles brun. De engelska entomologernas uppgifter, att den gröna fläcken är skarpt afgränsad, håller emellertid ej streck, ty man finner, att *något* klorofyll finnes kvar i de närmast angränsande delarne; och så borde det ju också vara, om den uppfattningen är riktig, att det är förstöringen af saft-ledningarne, som bevarar den gröna färgen.

Att verkningarne af denna förstörelse ej i detta fall bli större, beror säkerligen därpå, att minan ligger midt emellan

två sidonerver, således på ett område, där så att säga källorna till två saftledningssystem mötas.

Helt annorlunda förhåller det sig med *Nepticula*-minorna, och deras inflytande på bladens affärgning är också vida större än hvad fallet är med *Lithocolletis*-minan.

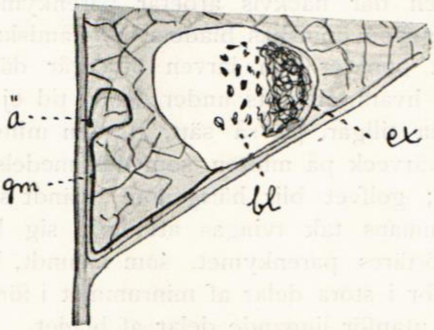



Fig. 3. Skematisk bild af *Nepticula subbimaculellas* mina; ä, ägg; gm, gångmina; bl, blåsmina; ex, exkrementer.

Mine of *Nepticula subbimaculella;* ä, egg-shell; gm, gallery-mine; bl. blotchmine; ex, excrements.

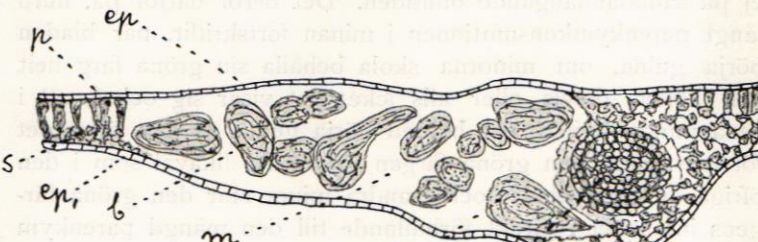



Fig. 4. Tvärsnitt genom *Nepticula subbimaculellas* mina; beteckningar som i fig. 2; b, svampar.

Transversal section through the mine of *N. subbimaculella* m. fungi.

Äggen (ä) läggas på bladens öfversida, i regel nära midtnerven, annars vid en sidonerv. Larven gör först under öfverhuden en ytterligt smal gång (gm), som följer en nerv, men börjar därefter att förfärdiga sig ett minrum, hvari redan från första början all parenkym förtäres, så att, om man håller upp en sådan mina mot ljuset, synes en genomskinlig fläck (fig. 3). Fig. 4 visar ett snitt genom en

*Nepticula*-mina; vi se, att intet parenkym finnes kvar i minan; af bladet återstår endast öfre och undre epidermis (ep och $ep_1$); däremot är minan fylld med rundade samlingar af encelliga svampar (b) som trängt in genom den döda epidermis.

Det är gifvet, att i en dylik mina redan på ett mycket tidigare stadium än i fråga om *Lithocolletis*-minan en mängd saftledningar skola fördärfvas, och härtill kommer, att *Nepticula*-minan vanligen anlägges i vinkeln mellan midtnerven och en sidonerv och följaktligen äfven genom sitt läge vid *mynningen* af saftledningar i dessa nerver skall utöfva ett större inflytande.

Det visar sig också, att i detta fall en betydligt större del af bladytan bevarar sig grön, och, som man ju kunde vänta, ligger hufvudparten af den gröna delen utanför och ofvanför själfva minan (g fig. 5).

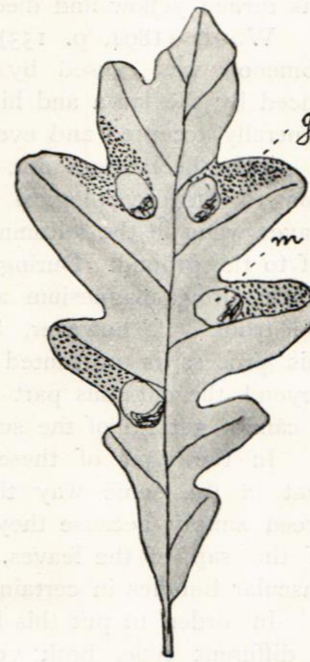



Fig. 5. Skematisk bild af ett ekblad med fyra *N. subbimaculella*-minor; m, mina; g, fläck som bevarat sin gröna färg.

Sketch of an oak-leaf, with four mines of *N. subbimaculella*; m, mine; g, patch, retaining its green colour.

Vi se sålunda, att det ej är nödvändigt att tillgripa den hittills gängse hypotesen, att larverna afsöndra någon särskild konserveringsvätska, för att förklara höstminornas gröna färg. Den ofvan gjorda undersökningen af tvänne olika mintyper visar i stället, att olikheterna i fråga om den gröna färgens läge i förhållande till minorna utan svårighet låter sig förklaras genom minornas olika byggnad och deras däraf följade olika grad af förstöring av saftledningen under den tidpunkt, då de i bladen befintliga safterna begynna att utvandra.

## Summary.

It has been a great puzzle to many entomologists who have studied the life-history of the leaf-miners that in the autumn the parts of the leaf occupied by the mines retain their green colour for a long time after the rest of the leaf has turned yellow and died.

WOOD (1894, p. 153) attempted to show that the phenomenon was caused by some preservative substance produced by the larva and his theory has subsequently become generally accepted and even considered a proven fact.

This theory does not, however, pay the slightest attention to the physiological processes which take place in the leaves when in the autumn they turn yellow and finally drop off to the ground. During this time a part of the sap, containing iron, magnesium and phosphoric acid flows back to the trunk. If, however, by cutting the nervule of the leaf this process is prevented in the part of the leaf situated beyond the cut, this part of the leaf remains green because it cannot get rid of the substances above mentioned.

In the light of these facts it seemed highly probable that in the same way the mines where caused to remain green simply because they interfered with the flowing back of the sap of the leaves, having injured or annihilated the vascular bundles in certain parts of the leaves.

In order to put this hypothesis to a test two mines of a different type, both very common on oak-leaves in the autumn in the neighbourhood of Stockholm, were examined and sectioned. The result of this investigation was that the features displayed by the leaves as regards the position and size of the green patches were exactly those which, to judge from the anatomy of the mines, it was possible to calculate, based on the assumption that their action was simply to interfere to a smaller or greater extent with the passage of the sap in the leaves.

The mine of *Lithocolletis* (fig. 1) is a blotch-mine of a regular oval shape; it is already from the beginning excavated as a blotch which becomes gradually wider until it

attains the size shown in fig. 1. During the period of its life when the larva accomplishes this work it is a sap-feeder (comp. TRÄGÅRDH 1913, a) and does only consume the spongeous parenchyma, forming a thin layer closely above the lower epidermis (s, fig. 2). When the widening of the area of the mine is finished the larva starts to increase the height of it by folding the floor once or twice, thus compelling the roof to rise, and subsequently it starts afresh devouring what is left of the parenchyma on the »walls» of the mine.

It follows from the method employed by the larva that during the first period of its construction the vascular bundles are not at all interfered with; as a matter of fact it depends entirely on whether the larva when the leaves begin to turn yellow has arrived so far with the mine that it has started to feed on the rest of the parenchyma above the spongeous parenchyma or not if the mine shall remain green or not.

The mine of *Nepticula snbbimaculella* is constructed in a quite different way. The egg is laid on the upper side of the leaf, as a rule close to a nervule; (ä, fig. 3); the larva at first makes a narrow gallery (gm, fig. 3) which follows a nervule and later widens to a large blotch (bl, fig. 3) wherin already from the very first all parenchyma is consumed. In fig. 4 a section through a completed mine is delineated; we notice that there is in realty nothing left but the upper and lower epidermis; the rounded bodies (b) to be seen in the mine are clusters of fungi, having penetrated the dead epidermis.

It is evident that this type of mine interferes with the vascular system at a much earlier period than the *Lithocolletis*-mine; moreover, it is almost invariably placed in the angle between to nervules, thus through its position at the mouth of the vascular system of a part of the leaf interfering more seriously with it than the other mine which generally is placed in the middle between two side nervules, thus at the sources of two vascular systems.

And, as a matter of fact, the influence of the mine is, in this instance far greater than in the former case, the por-

tion of the leaf which is lying distally, outside the mine retaining its green colour (g. fig. 5), exactly as one would conclude from the assumption that the action of the mine were to cut off the vascular bundles, thus preventing the flowing back of the sap.

In conclusion, the result ot this investigation is that there is no necessity to assume the existence of any preservative substance of the leaf-mining larvae in order to explain the remaining of the green colour in the mine, this phenomenon being brought about simply by the damage done to the vascular system, at a period when the sap is flowing back to the trunk of the trees.

## Litteratur.

1848. ZELLER, P. C. Die Gattungen der mit Augendeckeln versehenen blattminirenden Schaben. — Linnea Entomologica, vol. III, s. 248—344.

1855. STAINTON, H. T. The natural History of the Tineina, vol. I. London.

1894. WOOD, J. H. Notes on the earlier stages of the Nepticulae, with a view to their better recognition at this period of their life. — The Entomologists monthly magazine. 2nd series, vol. V. London.

1899. TUTT, W. A natural history of the British Lepidoptera, vol. I. London & Berlin.

1909. SCHNEIDER-ORELLI, O. Die Minirgänge von Lyonetia clerckella und die Stoffwanderung in Apfelblättern. — Centralblatt f. Bakt. Paras. und Infekt. 2 Abt. Bd. 24. — Jena.

1913a. TRÄGÅRDH, I. Contributions towards the comparative morphology of the trophi of the Lepidopterous leafminers. — Arkiv f. zoologi. Bd 8. N:o 9. — Uppsala & Stockholm.

1913b. LINNANIEMI, W. M. Zur Kenntnis der Blattminierer. — Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 37, N:o 4. — Helsingfors.